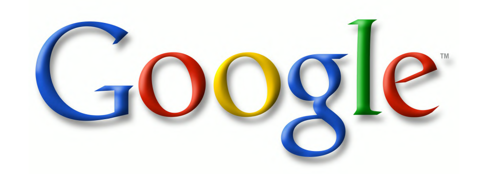
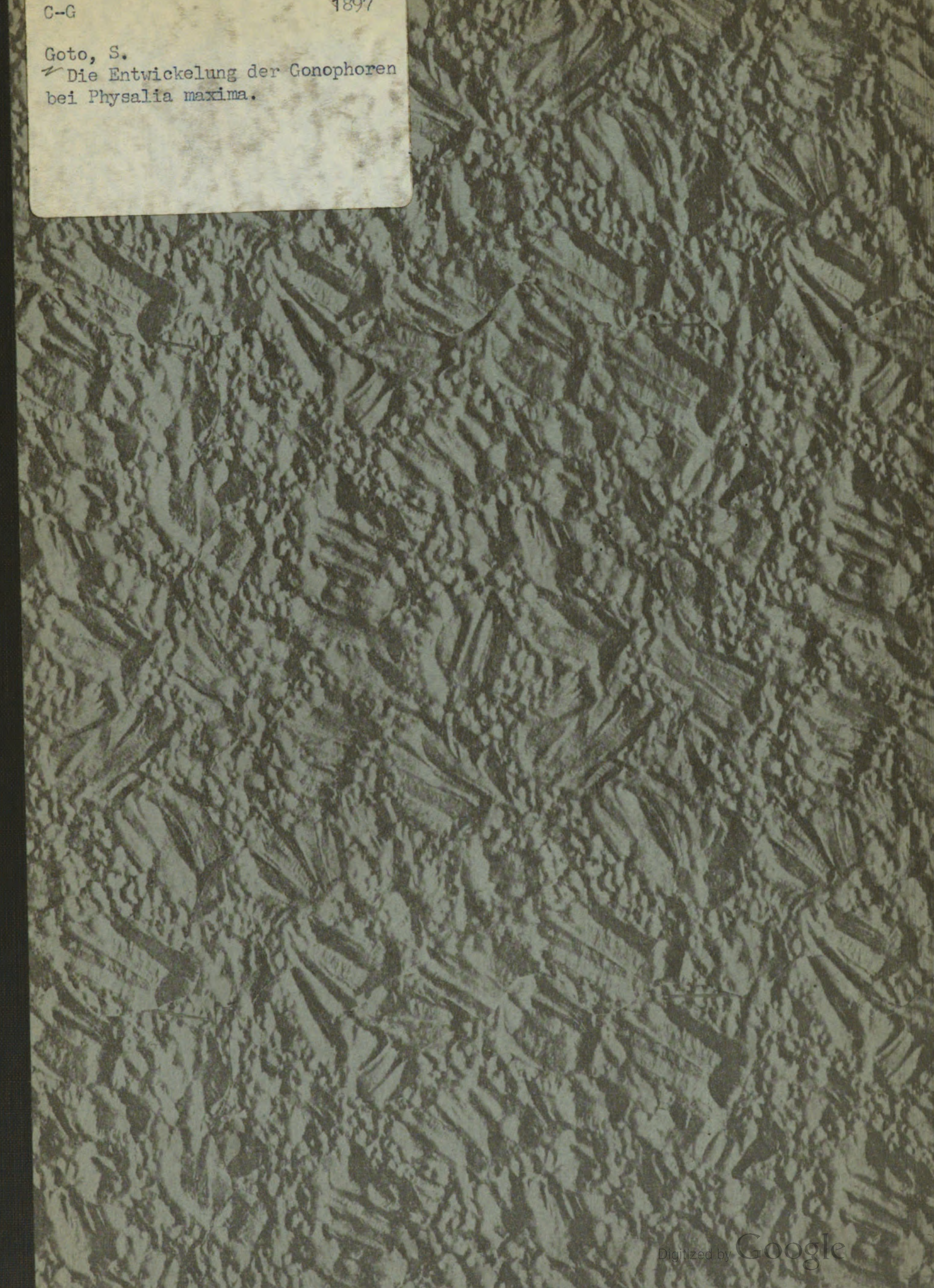




C-G
1897
Goto, S.
Die Entwickelung der Gonophoren bei Physalia maxima.

Herrn Dr. W. McM. Woodworth
hochachtungsvoll
der Verfasser.

SEÏTARO GOTO.

DIE ENTWICKELUNG DER GONOPHOREN BEI PHYSALIA MAXIMA.

Abdruck aus dem Journal of the College of Science,
Imperial University, Tôkyô, Japan,
Vol. X. Pt. II.
1897.

Die Entwickelung der Gonophoren bei Physalia maxima.[1)]

von

Seïtaro Goto, *Rigakushi, Rigakuhakushi.*

Professor der Biologie an der Ersten Hochschule in Tokyo.

Hierzu Taf. XV.

Folgende Beobachtungen wurden an einigen, von meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Brooks, vor einigen Jahren gesammelten und conservirten Materialien, welche er gütigst mir überlassen hat, ausgeführt. Ich habe sie mit besonderer Rücksicht auf die Frage nach der Natur des sogenannten weiblichen Gonophors (Haeckel) untersucht. Auch habe ich die Entwickelungsstadien des männlichen Gonophors studirt, und da es, meines Erachtens, eine bisher nicht beobachtete Besonderheit darbietet, und da Weismann in seiner Monographie über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen die vorliegende Art hat unberührt lassen müssen, so scheint es mir, dass es nicht ohne Wert sein wird, meine Beobachtungen etwas ausführlich zu beschreiben.

Männliches Gonophor.—Das jüngste von mir beobachtete Entwickelungsstadium des männlichen Gonophors ist in Fig. 1 wiedergegeben. Es ist eine einfache, aus Ento- und Ectoderm bestehende zitzenförmige Knospe des Stiels. Die Bildung des Glockenkernes

1) Dieser Aufsatz wurde im vorletzten Sommer zu Baltimore in englischer Sprache verfasst und zur Zeit meiner Abreise dort hinterlassen, um in einer amerikanischen Zeitschrift veröffentlicht zu werden. Da er aber bisher noch nicht im Druck erschienen ist, so übergebe ich eine deutsche Uebersetzung desselben hiermit der Oeffentlichkeit.—October 1896.

hat schon begonnen, aber man findet keine Höhle im Entoderm der Knospe. Dieser Mangel einer vom Stiel aus in die Knospe hineintretenden Höhle mag das allererste Anfangsstadium bei der Entwickelung des Gonophors darstellen, oder aber, was mir wahrscheinlicher erscheint, erst sekundär durch eine äusserst, rege, zur Bildung der Keimzellen führende Zellenwucherung im betreffenden Entodermabschnitt hervorgebracht worden sein. Ich neige der letzteren Ansicht zu, weil ich in mehreren anderen Schnitten fast desselben Stadiums das Darmdivertikel beobachten konnte. Wie in Fig. 1 ersichtlich, ist die Form des Glockenkerns eine mehr oder weniger verlängerte, stellt aber zuweilen eine abgeflachte Kegelform dar, deren Zipfel nach dem Gipfel der Knospe gerichtet ist. Er enthält gewöhnlich eine mehr oder weniger geräumige Höhle, aber dieselbe besitzt nie eine so regelmässige Form, wie man sie bei vielen Hydromedusen beobachtet. Man muss jedoch bemerken, dass ihre Bildung meistenteils schon in dem ersten Entwickelungsstadium des Glockenkerns anfängt, und dass sie nachher zur Subumbrellarhöhle wird.

Im oben beschriebenen Stadium kann man die Kerne der Keimzellen deutlich beobachten, und ihre Einwanderung in den Glockenkern hat schon begonnen. Sie nehmen ihren Ursprung durch Teilung von den Entodermzellen der Knospe. Diese Angabe ist ausser Zweifel dadurch bewiesen, dass eine rege mitotische Teilung im betreffenden abschnitt stattfindet. Die in Teilung befindlichen Kerne liegen meistenteils sehr nahe an der freien Fläche des Entoderms der Knospe, wie man aus der aus einem späteren Stadium entnommenen Fig. 4 ersehen kann. Die Keimkerne sind durch ihre Kugelform und ihr bläschenartiges Aussehen charakterisirt; ihr Chromatin kommt in Form weniger, grober, meist an die Kernmembran sich anschmiegender Klümpchen vor. Sie sehen also in den Schnittbildern klarer aus, als die Kerne der gewöhnlichen Ento-

dermzellen, bei welchen das Chromatin gleichmässiger verteilt ist, und welche ein dunkleres Aussehen haben. Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass diese Eigentümlichkeit der Keimkerne teilweise davon herrührt, dass sie einen sehr regen Teilungsvorgang durchgehen, und die bei der Teilung in die bestimmte Zahl der Chromosomen gesammelte chromatische Substanz nicht Zeit genug hat, wieder im Kerne als feine Körnchen verteilt zu werden.

Zur Rechtfertigung dieser Angabe führe ich die Beobachtung an, dass auch bei den interstitiellen Zellen und im Subumbrellarektoderm des Gonophors, die Tochterkerne nach der Teilung mehr oder weniger eine Kugelform annehmen, und dass ihre chromatische Substanz sich dabei in wenigen grösseren Klümpchen ansammelt. Doch muss zugegeben werden, dass die oben angeführte Eigentümlichkeit stets von den Keimkernen festgehalten wird; so habe ich beobachtet, dass selbst in den beinabe reifen männlichen Gonophoren, in welchen die Umbildung in Spermatozoen schon begonnen hat, die Keimkerne noch durch ihr bläschenartiges Aussehen ausgezeichnet sind.

In der obigen Beschreibung habe ich das Wort „Keimkerne“ statt „Keimzellen“ gebraucht. Dies geschieht deshalb, weil in dem betreffenden Abschnitt keine Zellengrenze zu beobachten ist, indem die Kerne in einer continuirlichen Protoplasmamasse eingelagert sind.

In Fig. 1 sieht man zwei Keimkerne schon in den Glockenkern eingewandert, und ein dritter befindet sich auf seinem Wege durch die Stützlamelle. Ich habe sämtliche Stadien dieser Einwanderung, von demjenigen, in welchem man einen Kern die Stützlamelle vor sich hervorstülpen sieht, bis zu demjenigen, in welchem ein Kern dieselbe eben zurückgelegt hat, beobachten können.

Nun möchte ich einer schon oben erwähnten Eigentümlichkeit in der Bildungsweise des Glockenkerns gedenken, einer Besonderheit, welche, wie mir erscheint, allgemeiner vorzukommen pflegt. Der

Glockenkern nämlich verdankt bei der vorliegenden Art seinen Ursprung der Einwanderung der interstitiellen Zellen des Ektoderms. Dieselben lassen die Stützlamelle vor sich gegen den Entoderm einstülpen und bilden den Glockenkern, dessen Form schon oben beschrieben worden ist. Meines Wissens hat Niemand das Augenmerk auf diese Besonderheit gerichtet, aber eine Durchmusterung zahlreicher dazu geeigneter Schnitten hat mir die Richtigkeit meiner Beobachtung aussser Zweifel gestellt. An einigen Schnitten habe ich sogar das Einwandern der interstitiellen Kerne fast sehen können, jeder Kern mit einem Protoplasmastrom um sich herziehend. Um diese rege Einwanderung zu gestatten, müssen die interstitiellen Zellen entweder in genügender Zahl von aussen her in die Gonophorknospe einwandern, oder aber sie müssen in der Knospe selbst sich wiederholt teilen. Aus meiner Beobachtung, dass unter den eingewanderten Zellen nie die karyokinetische Figur, und nur äusserst selten ein auf kürzlich vollzogene Teilung andeutendes Kernbild zu sehen war, glaube ich schliessen zu dürfen, dass die den Glockenkern bildenden Zellen in der ersteren Weise ihren Ursprung nehmen. Der in Fig. 1 an der linken Seite des Gipfels der linken Entodermlamelle eingezeichnete Kern ist der einzige, den ich beobachtet habe, der im Wiedererbauen des ruhenden Kernes von einer Teilung begriffen zu sein scheint. Dass der Glockenkern den eingewanderten interstitiellen Zellen seinen Ursprung verdankt, erscheint mir um so wahrscheinlicher, da keine Teilung im definitiven Ektoderm stattfindet, und da der Ektoderm oberhalb der Einwanderungshöhle völlig unberührt bleibt.

Betreffend die Ursache des Einstülpens des Entoderms, um den der Bildung des Glockenkerns notwendigen Raum zu geben, so erscheint mir dieselbe nicht eine bloss mechanische zu sein, sondern ich glaube dass sie wenigstens teilweise in einem von dem bloss

Mechanischen unabhängigen, im Entoderm einwohnenden Wachstumsgesetz zu suchen ist. Diese Ansicht wird dadurch wesentlich gestützt, dass, wie schon oben erwähnt, in fast allen Schnitten des ersten Entwickelungsstadiums des männlichen Gonophors ein Raum, sei er gross oder klein, schon vorhandan ist, und dass die interstitiellen Zellen erst nachträglich in diesen Raum einzuwandern scheinen.

In Fig. 1 sieht man auch die Anlage der Radialkanäle (*can. rad.*), welche durch die auf bestimmte Gebiete eingeschränkte Verwesung der Zellen der Entodermlamelle zur Ausbildung gelangen. In Fig. 1 giebt es zwei Räume, einen kleineren und einen grösseren. Im grösseren Raum sieht man eine körnige Masse, und im kleineren ein intensiv sich färbendes Körperchen. Durch eine Vergleichung mehrerer Schnitten bin ich zu dem Schlusse gelangt, dass dieselben Ueberbleibsel der am Orte der Verwesung anheimgefallenen Zellen darstellen. Ich habe sämtliche Stadien in diesem Verwesungsprocess beobachten können. Im Anfangsstadium wird die chromatische Kernsubstanz zu einer die Mitte des bläschenartig gewordenen Raums einnehmenden, einzigen Masse verschmolzen, dann verschwindet allmählich die Kernmembran, und so erhält man eine solche Höhle, wie man sie in Fig. 1 sieht. Den Uebergangsprocess von diesem Stadium bis zu der grossern Höhle in derselben Figur dürfte man in der Weise sich vorstellen, dass dieses Körperchen sich zu einer körnigen Substanz auflöst, und dass gleichzeitig der Raum sich vergrössert. Die körnige Masse verschwindet zuletzt gänzlich.

Die Bildung der Entodermlamelle hat schon in Fig. 1 begonnen, und sie ist in Fig. 2 etwas weiter fortgeschritten. In diesem Stadium sind die zwei Radialkanäle völlig ausgebildet und erstrecken sich bis zum Gipfel der Entodermlamelle. Querschnitte der Gonophorknospe zeigen, dass die Entodermlamelle in zwei entgegengesetzten Quadranten eine grössere Dicke besitzt, als in den übrigen zwei, wo

dieselbe mit Ausnahme des dem Gipfel angrenzenden Abschnitts zu einer sehr dünnen Schicht geworden ist, und dass die Radialkanäle sich in den verdickten Quadranten befinden (Fig. 3). Obgleich durch die örtliche Verwesung der Zellen gebildet, besitzen die Radialkanäle in diesem Stadium eine deutliche dünne Membran, welche entweder von dem umliegenden Protoplasma ausgeschieden worden ist, oder doch wohl nur eine Verdickung desselben darstellt.

Fig. 2 stellt einen im rechten Winkel zu der die zwei Radialkanäle einnehmenden Ebene geführten Schnitt dar. Die Einwanderung der interstitiellen Zellen setzt sich fort, und einige der eingewanderten scheinen der Verwesung anheimzufallen, und so zur Bildung der inzwischen zu einer ansehnlicheren Grösse herangewachsenen Subumbrellarhöhle beizutragen. Die in der Subumbrellarhöhle oft vorkommende körnige Masse kann man durch sämtliche Stadien der Verwesung in die eingewanderten Kerne verfolgen. Die Auswanderung der Keimkerne findet noch in diesem Stadium statt; sie bilden an der Basis der Subumbrellarhöhle eine halbkugelförmige Masse, in welcher keine Zellgrenze zu erkennen ist. Die ganze Subumbrellarhöhle ist mit einer einschichtigen, aus den eingewanderten Zellen bestehenden Zellenschicht ausgekleidet, deren Kerne sehr ungleichmässig verteilt sind. Ausser diesen zu einer Schicht verbundenen Kernen giebt es noch andere, welche zwischen den Keimkernen zerstreut sind. Man erkennt unterhalb der Keimkernmasse eine leichte Ausbuchtung der Darmhöhle; dies ergiebt sich als die Anlage des Spadix.

In Fig. 2 sieht man, dass die Keimkerne nicht am Gipfel des künftigen Spadix, sondern nur an den seitlichen Teilen ihren Ursprung nehmen. Auf diesen Umstand hat man mit Nachdruck verweisen; aber eine Durchmusterung zahlreicher Schnitte hat mich gelehrt, dass dies in keiner Weise immer der Fall ist, sondern dass

auch die Kerne der Entodermkuppe wiederholt sich teilen, und dass die daraus gebildeten Keimkerne nach der Stützlamelle activ auswandern.

Das weitere Wachstum und die weitere Entwickelung des männlichen Gonophors vollziehen sich durch Veränderungen in den Anlagen, welche man in den im Obigen beschriebenen Stadien gesehen hat. Der Spadix strebt nach seiner definitiven Ausbildung, und damit entwickelt sich an seiner Basis ein enges, nach aussen gerichtetes Darmdivertikel, welches in die Radialkanäle sich fortsetzt und zugleich als Wegweiser zu der mit der Bildung der Entodermlamelle verknüpften Faltenbildung dient. Mit der Ausbildung des Spadix kann man von dem Manubrium reden. Die Auswanderung der Keimkerne scheint zum Stillstand gekommen zu sein, und die in mehreren Schnitten zu beobachtenden Teilungen führen aller Wahrscheinlichkeit nach nur zur Bildung der zu dem später eintretenden ansehnlichen Wachstum der Knospe nötigen Entodermzellen. Die von der Entodermlamelle frei gelassene Oeffnung am Gipfel der Knospe ist zu dieser Zeit durch das Zusammentreffen und die Verwachsung des Randes der Stützlamelle geschlossen, und damit kommt die Einwanderung der interstitiellen Zellen des Ektoderms zum völligen Abschluss. Die zum Schliessen der obenerwähnten Oeffnung sich anschickende Stützlamelle sieht vor demselben ganz wie die des Velums aus.

Die Keimkerme teilen sich mehrere Male im Manubrium, der Spadix verlängert sich, und die ganze Knospe wächst an, bis sie ein solches Stadium erreicht, wie es Fig. 5 wiedergiebt. Diese Figur stellt einen Axialschnitt durch ein beinahe reifes Gonophor dar. In diesem Stadium sind die Radialkanäle völlig zum Verschwinden gekommen; die Entodermlamelle aber sieht man noch, obgleich sie an einigen Stellen zu einer äusserst dünnen Schicht geworden ist.

Ihr freies Ende bleibt dauernd getrennt, und der Zwischenraum ist nur von einer dünnen Stützlamellemembran ausgespannt. Im Gegensatz zu den Keimkernen, welche durch wiederholte Teilungen sich vermehren, zeigen die eingewanderten Kerne kein Zeichen der Vermehrung, und folglich trifft man sie nur hie und da in der die Subumbrellarfläche auskleidenden Protoplasmaschicht. Das Manubrium besitzt keine deutliche äussere Auskleidung, und die Kerne findet man äusserst spärlich unter den Keimkernen zerstreut.

Das Ektoderm der Knospe zeigt an deren Gipfel eine Verdickung; ihre Zellen färben sich meist sehr intensiv, und man ist geneigt, in ihnen einzellige Drüsen zu erblicken. Diese Verdickung ist schon von Weismann bei einigen anderen Arten beobachtet worden, und ist nach seiner Meinung die Stelle, wo die Knospe später zum Ausbruch kommt.

Die Zellen des Spadix sind nicht nur sehr gross geworden, sondern sie enthalten auch Vacuolen und sehen jetzt den Entodermzellen des Stieles ähnlicher, als in ihren früheren Stadien, wo die Zellleibessubstanz sehr feinkörnig war und sich mit dem Farbstoff intensiv färbte.

In mehreren Keimkernen sieht man die chromatische Substanz halbmondförmig an einer Seite des Kernes dicht an der Kernmembran angesammelt. Meines Erachtens ist dies der erste Schritt zur Ausbildung der Spermatozoen.

Das Ektoderm der Knospe ist in diesem Stadium der interstitiellen Zellen völlig leer.

Sogenanntes weibliches Gonophor.—Dieses beschreibt Haeckel in seiner Challenger- Monographie folgendermassen: „ Their umbrella is well developed, campanulate or pyriform, with four radial canals and a ring-canal, and a broad velum around the ostium. The manubrium, in the wall of which the eggs ripen, seems to be developed usually after

the detachment. It is not visible in the sessile gynophore, or forms only a small tubercle in the center of the subumbrella. The apex of the gynophore is attached to the branch of the stem by a large conical pedicle."

Das jüngste Stadium des weiblichen Gonophors, das ich zur Beobachtung erhalten konnte, war schon viel älter, als dasjenige des männlichen Gonophors; es ist in Fig. 6 wiedergegeben, welche nur den distalen Teil eines Längsschnittes zeigt. Der Glockenkern ist schon ganz hohl; es unterliegt aber kaum einem Zweifel, dass er in derselben Weise wie derjenige des männlichen Gonophors gebildet worden ist. Die in der Einwanderung begriffenen Zellen habe ich in mehreren Schnitten beobachten können, und kann dies auch in Fig. 6 gesehen werden. Man sieht nämlich im Ektoderm der distalen Hälfte der Knospe mehrere interstitielle Zellen; einige derselben befinden sich an dem künftigen Ostium, welches in diesem Exemplar von einer Zellenmasse geschlossen ist. An dieser Zellenmasse erkennt man, dass sie aus den vom Ektoderm her eingewanderten interstitiellen Zellen gebildet ist. Ihr Aussehen und ihre Form sind denjenigen der interstitiellen Zellen des Ektoderms völlig gleich, nur haben sie etwas mehr Protoplasma; und einige derselben haben sich regelmässig angeordnet, um ein Epithel zu bilden. In Fig. 6 sieht man auch, dass die eingewanderten, im künftigen Ostium befindlichen Zellen durch ihr Anhäufen eine leichte Hervorwölbung des Ektoderms verursacht haben. Dieser Anhäufungsprocess setzt sich fort, und wenn alle interstitiellen Zellen ihre Einwanderung vollendet haben, so bleibt an der Stelle der angehäuften Zellenmasse eine mit der Umbrellarhöhle frei communicirende Höhle übrig, welche nach aussen nur durch eine äusserst dünne Ektodermschicht begrenzt ist. Diese Schicht bricht zuletzt durch, und führt gerade zur Bildung des Ostiums.

In diesem Stadium ist die Anlage des Velums schon vorhanden; sie ist ein aus der Stützlamelle bestehendes Diaphragma, welches vom freien Ende der Entodermlamelle frei hervorragt.

Wie in den männlichen Gonophoren, fallen viele der eingewanderten Zellen der Verwesung anheim, und die Subumbrellarhöhle enthält folglich in diesem Stadium eine etwas körnige Substanz und verwesende Kernkörperchen. Spuren der teilweise der Verwesung anheimgefallenen Kerne sieht man in Fig. 6 (zwei an jeder Seite).

Eine andere an den männlichen Gonophoren nicht deutlich zu beobachtende Tatsache tritt in den weiblichen Gonophoren klar zu Tage. Es ist die, dass viele der interstitiellen Zellen, statt in die Subumbrellarhöhle einzuwandern, Protoplasmafortsätze nach der Oberfläche wie auch nach der Stützlamelle schicken, und an der Bildung des definitiven Ektoderms teilnehmen, indem sie eine Form annehmen, welche derjenigen der definitiven Ektodermzellen ganz ähnlich ist. Man kann sämtliche Stadien in diesem Umwandlungsprocess beobachten, von den Zellen, welche noch tief im Ektoderm liegen, aber schon mit kurzen Protoplasmafortsätzen ausgestattet sind, bis zu denjenigen, in welchen die Fortsätze schon die Cuticula einerseits, und die Stützlamelle andererseits erreicht haben, deren Kerne jedoch noch tiefer gelagert sind, als diejenigen des definitiven Ektoderms. Ein derartiger Umwandlungsprocess lässt sich auch in den jungen Gonopalponen und den Siphonen beobachten, und ich glaube, dass derselbe in eingeschränkterer Masse nicht nur in den männlichen Gonophoren, sondern in allen sich entwickelnden Teilen des Tierstocks stattfindet.

In dem im Obigen beschriebenen Stadium sind die vier Radialkanäle, sowie der Ringkanal völlig ausgebildet. Die Ersteren besitzen eine einschichtige zellige Wand; in den Entodermlamellen aber liegen die Zellen unregelmässig geschichtet. Die Radialkanäle

verursachen leichte Hervorwölbungen im Subumbrellarektoderm, so dass die Umbrellarhöhle in Querschnitten etwas kreuzförmig aussieht.

Der Stiel des weiblichen Gonophors ist verhältnissmässig lang; die Stützlamelle ist allenthalben noch sehr dünn.

Im völlig ausgebildeten weiblichen Gonophor kann man zwei Abschnitte deutlich unterscheiden, den Umbrellarteil und den Stiel. Herr Prof. Dr. Brooks teilt mir mit, dass bei den lebenden Exemplaren dasselbe eine pulsirende Bewegung ausübt, und dass es einer bedeutenden Grössenveränderung fähig ist. Diese Angabe ist durch die histologischen Befunde gestützt: das ganze Gonophor, aber besonders der Stiel, ist stark muskulös und besitzt eine dicke, gallertartige Stützschicht. Das Ektoderm ist eine direkte Fortsetzung desjenigen des Gonostyls, aber er hat ein ganz anderes Aussehen. Im Gegensatz zu den Zellen des letzteren, welche meist niedrig sind und schwach sich färbende Kerne, sowie eine deutliche Cuticula besitzen, sind diejenigen des weiblichen Gonophors sehr hoch und besitzen intensiv sich färbende Kerne. Das Cytoplasma ist sehr feinkörnig, oder genauer gesagt, es besteht aus einem feinsten Reticulum (Fig. 12). Der äussere Rand jeder Zelle ist gewölbt, so dass der Umriss des Gonophorstiels mehr oder weniger wie in kleinen Abständen eingeschnitten aussieht. Der Mangel einer Cuticula ist auch auffallend. Dies bemerkt man mit Vorteil in einem solchen Schnitte, wie es Fig. 12 wiedergiebt, welche einen nahe dem Anheftungspunkt des Stiels geführten Querschnitt darstellt. In diesem Teil behalten die Zellen eines bestimmten Ektodermabschnitts die Beschaffenheit der Ektodermzellen des Gonostyls; seine Zellen besitzen, wie an der oberen Seite der Fig. 12 gezeigt ist, schwach sich färbende Kerne und ein Cytoplasma ebenderselben Beschaffenheit, und sind mit einer deutlichen Cuticula versehen, ganz wie es im Gonostyl der Fall ist.

Wie man aus Fig. 8, in welcher die Grenze des betreffenden Abschnitts mit einem Sternchen bezeichnet ist, ersieht, erstreckt sich dieser Abschnitt der Länge nach bis etwa ⅓ der Länge des ganzen Gonophors, und scheint immer an der Abaxillarseite des Gonophorstiels zu liegen.

Die Muskelfibrillen des Ektoderms sind äusserst fein. In den Querschnitten des Stiels sehen sie wie kleine, sich der Stützlamelle dicht anschmiegende Pünktchen aus; sie sind aber sehr zahlreich. Selbst in Fig. 12 sind sie etwas grösser eingezeichnet, als sie in der Natur sind. In dem schon oben erwähnten Abschnitt, wo das Ektoderm durch eine andere Beschaffenheit ausgezeichnet ist, sind die Muskelfibrillen an den Fortsätzen der Stützlamelle angeordnet und rufen so die Bildung der sogenannten Muskellamellen hervor.

Die Stützlamelle ist von sehr wechselnder Dicke und enthält mehr oder weniger zahlreiche Fasern. In der distalen Hälfte des Gonophors wird sie von zahlreichen, ein körniges Protoplasma enthaltenden Kanälchen durchsetzt (Fig. 11). Diese Kanälchen kommen nicht nur in den weiblichen Gonophoren vor, sondern man begegnet ihnen auch zahlreich in allen Teilen des Tierstocks, wo die Stützlamelle eine bestimmte Dicke übertrifft. In den letztgenannten Teilen sind die Kanälchen nicht nur mit einem körnigen Protoplasma gefüllt, sondern sie enthalten auch Kerne; zuweilen enthält jedes Kanälchen nur einen einzigen Kern, zuweilen mehrere. Die Beschaffenheit des enthaltenen Protoplasmas, sowie der Kerne beweist, dass dieselben dem Entoderm angehören. In den Tentakeln tritt dies mit besonderer Klarheit zu Tage; hier sieht man, dass einige Entodermzellen sich unmittelbar in die die Stützlamelle durchsetzenden Kanäle fortsetzen. Zwar muss man zugeben, dass in den weiblichen Gonophoren kein Grund dazu liegt, das in den Kanälchen enthaltene Protoplasma von dem Entoderm oder von dem Ektoderm abzuleiten;

aber die oben angeführte Tatsache dürfte uns berechtigen, das betreffende Protoplasma als dem Entoderm angehörend anzusehen.

Meines Erachtens dient dieser unmittelbare Zusammenhang der beiden Körperschichten zum Ernähren des Ektoderms, und ist wahrscheinlich dadurch herbeigeführt, dass die Stützlamelle eine bestimmte' der Ernährung im Wege stehende Dicke erreicht hat. Von diesem Standpunkte aus dürfte man diesen Zusammenhang dem protoplasmatischen Zusammenhang der Pflanzenzellen vergleichen, da beide dem Zuführen der ernährenden Flüssigkeit, sowie vielleicht dem Leiten der Erregung dienen.

Die Entodermzellen des Gonophorstiels sind, wie die Ektodermzellen desselben, cylindrisch, aber ihr Cytoplasma ist etwas grobkörniger und färbt sich intensiver, als jene. Die Kerne sind meistenteils im basalen Teil gelagert.

Die entodermalen Muskelfibrillen sind bedeutend dicker, als die ektodermalen, und in den Längsschnitten des weiblichen Gonophors sieht man, dass die Zahl der Fibrillen beinahe derjenigen der Zellen entspricht ; jede Zelle enthält also eine einzige Fibrille in ihrer Basis. Die Fibrillen sind nicht der Stützlamelle dicht angeschmiegt, sondern stehen gewöhnlich in einer kleinen Entfernung von derselben. Die entodermalen Fibrillen des weiblichen Gonophors sind viel grösser, als die entsprechenden Fibrillen des Gonostyls oder selbst des Stammes.

Die Entodermachse des Gonophorstiels nimmt nicht dessen Mitte ein, sondern liegt bis ungefähr zum Ende des Stiels stets nach einer Seite, und zwar der abaxillaren, gedrängt, und erst dort zieht sie nach der Mitte zu, um sich mit der Entodermlamelle zu vereinigen.

Ich werde nun zur Beschreibung des Umbrellarabschnitts übergehen. In allen mir zur Beobachtung gekommenen Exemplaren ist dieser Abschnitt nur ein wenig grösser, als der Stielabschnitt.

Die Radialkanäle, sowie der Ringkanal sind wohlausgebildet. Die Ersteren kommen in der Regel in der Vierzahl vor, aber einmal beobachtete ich ein mit fünf Radialkanälen versehenes weibliches Gonophor. Auch das Velum ist wohlausgebildet, und hängt lose von dem Ostium ab, ähnlich wie bei den meisten zeitlebens freischwimmenden Hydromedusen (Fig. 8 & 10). Das Manubrium erkennt man in Form einer an der Basis der Subumbrellarhöhle gelegenen Hervorwölbung des Ektoderms. Bei einigen Exemplaren konnte dasselbe schwer als solches erkannt werden, aber eine Vergleichung mehrerer Exemplare beweist zur Genüge, dass es immer vorkommt. Der Spadix ist noch nicht ausgebildet.

Das Ektoderm (ex- als auch subumbrellare) und die Entodermlamelle sind durch eine gallertartige Stützschicht von wechselnder Dicke voneinander getrennt. Diese Stützschicht schickt diaphragmenartige Fortsätze aus, welche entsprechende Falten des Ektoderms hervorrufen (Fig. 8 & 10).

Das Exumbrellarektoderm besitzt bis an das Velum dieselbe Beschaffenheit, wie dasjenige des Stiels; aber hier nimmt es ein anderes Aussehen an: Die Kerne sind nun von wechselnder Grösse, ihre Färbbarkeit ist ungleichmässig geworden, und das Protoplasma vacuolenreich; mit einem Worte, die Zellen sind denjenigen des gleich zu beschreibenden Subumbrellarektoderms sehr ähnlich. Die Längsmuskelfibrillen kommen auch im Exumbrellarektoderm vor.

Im Gegensatz zu den Zellen des Exumbrellarektoderms sind die Zellen des Subumbrellarektoderms sehr reich an Vacuolen, welche besonders im distalen Teil des Protoplasmas vorkommen. Die Kerne sind von wechselnder Grösse und ihre Färbbarkeit ist weniger gleichmässig, als bei dem exumbrellaren Ektoderm. Muskelfibrillen kommen im Subumbrellarektoderm nicht vor; statt ihrer habe

ich zahlreiche, stark sich färbende Körner von starkem Lichtbrechungsvermögen, welche besonders um die oben erwähnten Fortsätze der Stützschicht in Haufen vorkommen, beobachtet. Die Aehnlichkeit dieser Körner mit den Querschnittsbildern der entodermalen Muskelfibrillen ist sehr auffallend; man kann jedoch durch Vergleichung der Quer- und Längsschnitte sich davon überzeugen, dass sie nicht Querschnittsbilder der Fibrillen darstellen. Ihre Bedeutung ist mir jedoch im Dunkel geblieben.

Die Entodermlamelle, wie auch die Wände der Radialkanäle bestehen aus in einer einzigen Schicht angeordneten, grossen, cubischen oder cylindrischen Zellen mit einem feinkörnigen Protoplasma, welches sich weniger stark färbt, als dasjenige des Exumbrellarektoderms (Fig. 9 & 10). Nach meiner Beobachtung mangelt dem Umbrellarabschnitt jegliche entodermale Muskel.

Allgemeine Bemerkungen.—Die im Vorhergehenden beschriebene Bildungsweise des Glockenkerns erscheint mir eine interessante Uebergangsform zwischen den gewöhnlichen Formen, bei welchen derselbe als eine solide Zellenmasse angelegt ist, und der von Weismann bei *Coryne pusilla* beobachteten.[1] Bei der ebengenannten Art wandern die jungen Ektodermzellen einzeln durch die Stützlamelle, ohne dieselbe vor sich einzustülpen, und erst nachträglich bilden sie den Glockenkern. Wir haben oben gesehen, dass wenigstens bei Physalia es die interstitiellen Zellen sind, welche vom Ektoderm her einwandern. Dieselben treiben die Stützlamelle jedoch vor sich und führen ohne Weiteres zur Bildung der Entodermlamelle und des Glockenkerns, wie es bei den meisten bisher untersuchten Formen der Fall ist. Ich habe auch Schnitte von *Bougainvillia* und *Pennaria* verfertigt, um wenn möglich eine ähnliche Bildungsweise des

1) Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. S. 53 u.w.



Glockenkerns zu beobachten; aber teils aus Mangel an den richtigen Stadien, teils aus der Kleinheit der Elemente bei diesen Formen habe ich bisher keinen Erfolg darin gehabt.

In Bezug auf die Natur des sogenannten weiblichen Gonophors giebt es meines Wissens zwei Ansichten, nämlich diejenige von Haeckel, und diejenige von Brooks und Conklin.

Haeckel sieht das fragliche Gebilde als echtes weibliches Gonophor an und glaubt, dass der Umbrellarabschnitt von dem Tierstock hinabfällt und erst nachher als freischwimmende Qualle die Geschlechtsreife erreicht.[1] Dies glaubt er aus seiner Beobachtung einiger, nur die Stiele des fraglichen Gebildes besitzenden Exemplare von Physalia schliessen zu dürfen. Es scheint jedoch, dass er die Keimzellen nicht beobachtet hat.

Brooks und Conklin haben ihre Ansicht in ihrer Mitteilung über eine der Ordnung Auronectæ angehörende Siphonophore ausgesprochen.[2] In Bezug auf die vorliegende Frage sagen sie: „It seems proper here to mention the fact that an examination of the sexual organs of forty or fifty specimens of Physalia has shown that they were all males. The structures described by Haeckel as the female gonophores of Physalia are not gonophores, but swimmbells, as is shown by an examination of living expanded specimens."

Wie man aus dem Vorhergehenden ersieht, liefern meine Beobachtungen keine Spur der weiblichen Keimzellen; dies kann jedoch gegen die Auffassung Haeckels nicht angeführt werden, da Weismann gezeigt hat, dass bei Velella und Porpita die Keimzellen erst nach der Trennung des weiblichen Gonophors vom Tierstock entwickelt werden.[3] Auf der anderen Seite spricht die muskulöse Beschaffenheit des Gebildes für die Brooks-Conklin'sche Auffassung.

1) Challenger- Report, S. 313.

2) Johns Hopkins Univ. Circulars. Vol. X, No. 88.

3) A. a. O. S. 212.

Falls aber diese die richtige ist, so kennt man von dem Weibchen der Physalien nichts. Es würde vielleicht nicht ausser Platz sein, wenn ich erwähne, dass Bedot[1] durch eine neuere Beobachtung über eine junge Vellelalarve ein Zeichen ihrer Trennung von einem Muttertiere nachgewiesen hat, und dass danach die Lebensgeschichte der Siphonophoren wohl etwas verwickelter verläuft, als man sich vorzustellen gewohnt ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht am Schlusse dieser Mitteilung meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Brooks, meinen wärmsten Dank auszusprechen für die Freundlichkeit, mit welcher er mir das Material übergeben hat, sowie für seinen gedankenanregenden Rath.

---

1) Notes sur une larve de Velelle. Revue suisse de Zoologie et Ann. du Mus. d'hist. nat. de Genève, t. II, fasc. 4, 1894. S. 463.



TAFEL XV.

Tafel XV.

N. B. Die nach den arabischen Nummern befindliche wagerechte Linie (—) bedeutet „ linear.“

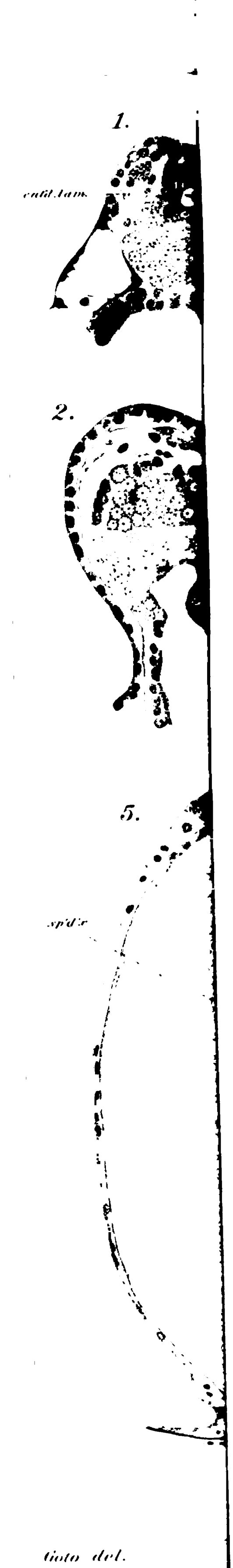
can. rad............................Radialkanal.
can. cir. ....Ringkanal.
ect'd.............................. Ektoderm.
ect'd. exumbr.......Exumbrellarektoderm.
ect'd. subumbr. ...Subumbrellarektoderm.
ent'd. .... Entoderm.
ent'd lam..........Entodermlamelle.
gl'ck. k'n.........Glockenkern.
nucl. germ......Keimkern.
sp'd'x. .... Spadix.
vel'm. .... Velum.

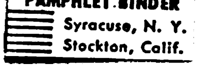
Männliches Gonophor.

1. Längsschnitt durch ein sehr junges Gonophor. × 190—.
2. Längsschnitt durch ein älteres Gonophor. × 190—.
3. Querschnitt durch ein Gonophor von demselben Stadium wie das Vorige. × 190—.
4. Längsschnitt durch ein Gonophor, bei welchem der Spadix sich anlegt. × 190—.
5. Längsschnitt durch ein beinahe reifes Gonophor. × 190—.

Sogenanntes weibliches Gonophor.

6. Längsschnitt durch den Umbrellarteil eines jungen Gonophors. × 190—.
7. Querschnitt durch den Umbrellarteil eines jungen Gonophors von demselben Stadium wie das Vorige. × 190—.
8. Längsschnitt durch ein älteres Gonophor. × 50—.
9. Ein Teil der Wandung des Umbrellarteils eines älteren Gonophors im Querschnitt. × 190—.
10. Dem Ostium angrenzender Teil der Wandung eines älteren Gonophors. × 190—.
11. Ein kleiner Teil des Längsschnittes durch ein älteres Gonophors. × 190—.
12. Querschnitt durch den Stiel eines älteren Gonophors. × 190—.


1.
2.
5.
Gioto del.



Date Due



